УДК 575:591.151

С. М. Гершензон

МЕЛАНИСТИЧЕСКАЯ ФОРМА КИТАЙСКОГО ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА ANTHERAEA PERNYI (LEPIDOPTERA, ATTACIDAE)

Меланістична форма китайського дубового шовкопряда Antheraea pernyi (Lepidoptera, Attacidae). Гершензон С. М.— Дослідження меланістичної форми дубового шовкопряда, знайденої у племінному матеріалі з Маньчжурії, показало, що за плодючістю та шовконосністю вона не відрізняється від звичайної форми, але проявляє значно більшу стійкість до ураження вірусом ядерного поліедрозу, що зумовлює високу перспективність її використання в селекції.

Ключові слова: *Antheraea pernyi*, меланізм, ядерний поліедроз, селекція.

A Melanic Form of the Oak Silkworm Antheraea pernyi (Lepidoptera, Attacidae). Gershenson S. M. — A study of a melanic form found in pedigree material from Manchuria showed its fertility and silk production to be not different from the typical form; however, it is found to be considerably more resistant to the nuclear polyhedrosis virus, thus representing a promising stock for selective breeding.

Key words: *Antheraea pernyi*, melanism, nuclear polyhedrosis, selection.

Много лет назад, в 1949—1950 гг., когда я занимался изучением болезней китайского дубового шелкопряда (продуцента шелка, идущего на изготовление чесучи), широко разводимого тогда во многих колхозах Полесской зоны Украины и Белоруссии, мне довелось наблюдать и частично исследовать меланистическую форму этого насекомого. Описываемая здесь работа была проведена на экспериментальной базе Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена Национальной Академии наук Украины, находящейся в Теремках (окраина Киева); для работы с китайским дубовым шелкопрядом там были выделены два больших участка молодых дубняков, затянутые сверху и со всех боковых сторон мелкоячеистыми рыболовными сетями для защиты от насекомоядных птиц.

Весною 1949 г. на некоторых гренажных пунктах Украины и Белоруссии, готовящих грену для колхозных выкормок китайского дубового шелкопряда, при инкубации партии коконов этого насекомого, завезенных из Маньчжурии в качестве племенного материала, могущего быть использованным в селекции, было обнаружено несколько бабочек, отличающихся чрезвычайно темной окраской, т. е. меланистов.

Известно, что зоологи разных стран интересовались ранее и сейчас явлением меланизма у животных. В мировой зоологической литературе есть немало интересных работ, посвященных меланизму у разных животных — у хищников (пантер, лисиц), у грызунов (зайцев, хомяков, белок, крыс), у насекомых (у некоторых видов божьих коровок, бабочек, в том числе у березовой пяденицы *Biston betularia* L., «промышленный меланизм» у которой вытеснил в Англии ранее типичную там светлую форму и послужил темой ряда важных исследований (Лусис, 1961; Timofeeff-Resovsky, 1932; Gershenson, 1945; Kettlewel, 1955, 1961; Bertram, 1967; Creed, 1971). Результаты всех этих работ приводили к выводу, что в ряде случаев меланисты обладают какими-то свойствами, делающими их в известных экологических условиях более выносливыми по сравнению со светлоокрашенными особями того же вида.

Представлялось целесообразным изучить меланистическую форму китайского дубового шелкопряда, так как казалось вероятным, что она может обладать некоторыми физиологическими особенностями, дающими ей преимущества по сравнению с обычной светлоокрашенной формой этого насекомого.

Началось мое ознакомление с меланизмом у *A. pernyi* с получения из Миргородского гренажного пункта пяти самок-меланистов из числа выведенных там при папильонаже маньчжурского племенного материала. Все самки были оплодотворены еще на гренажном пункте неизвестными самцами, почти несомненно обычно окрашенными, составлявшими там преобладающее большинство. Еще по дороге каждая

самка отложила грену в своем индивидуальном пергаментном мешочке. При микроскопировании этих самок обнаружилось, что три из них заражены пебриной, почему они и были уничтожены вместе с греной; две же здоровые самки дали начало двум семьям, послужившим материалом для дальнейшего изучения.

Исходные самки-меланисты, полученные от Миргородского гренпункта, так же как и многочисленные бабочки-меланисты обоего пола, полученные в дальнейшем в потомстве 1-го и 2-го поколения от этих исходных самок, резко отличались от обычных бабочек дубового шелкопряда своей темной окраской. Вместо свойственной дубовому шелкопряду светлой серовато-желтой окраски крыльев, у меланистов обе пары крыльев с верхней стороны темно-коричневые со свекольным красным оттенком, особенно усиливающимся в проксимальной части крыла; с нижней стороны крылья от темно-бурых до черно-бурых. По наружному краю обеих пар крыльев идет узкая кайма яркого охряно-желтого цвета (кайма эта несколько шире с верхней стороны крыльев, чем с нижней). Каемки вокруг крыловых «глазков» напоминают своим рисунком такие же каемки у обычно окрашенных бабочек дубового шелкопряда, но отличаются более яркими оттенками — та часть каемки вокруг «глазка», которая у обычных бабочек имеет розовую окраску, здесь приобретает свекольно-красный цвет, а та часть каемки, которая у обычных бабочек бывает бледно-желтой, становится здесь охряно-желтой. Грудь и брюшко с верхней стороны темно-коричневые с сильным свекольно-красным оттенком, с нижней стороны темно-бурые до черно-бурых; ножки темно-бурые. Голова черно-бурая до черной, но усики не отличаются по окраске от усиков обычных бабочек дубового шелкопряда. Окраска бабочек-меланистов несколько варьирует как по интенсивности основного цвета — темно-коричневого фона, так и в отношении большего или меньшего развития светло-красного оттенка. Полового диморфизма в окраске меланистов не наблюдается. В целом свежерасправившиеся бабочки-меланисты с их темными бархатистыми крыльями, отороченными яркой желтой каймой, очень красивы.

Окраска гусениц, куколок и коконов, из которых развиваются бабочки-меланисты, насколько я мог установить, ничем не отличается от обычной для дубового шелкопряда.

Из грены, отложенной двумя исходными самками-меланистами, было выращено потомство, состоящее как из бабочек-меланистов, так и из обычно окрашенных бабочек. Бабочки-меланисты 1-го поколения были скрещены, главным образом, с обычно окрашенными бабочками из других селекционных линий, а в немногих случаях также между собою, и от них были получены гусеницы и куколки 2-го поколения.

В описанных наблюдениях я могу опираться только на данные 1950 г., касающиеся двух поколений (раннелетнего и позднелетнего) гусениц, куколок и бабочек. Хотя этот материал невелик (он охватывает потомство, полученное в индивидуальных скрещиваниях от 124 самок 1-го поколения и 167 самок 2-го поколения), он все же позволяет сделать некоторые выводы.

Выяснилось, что меланизм у *A. pernyi* наследуется моногибридно и определяется действием одного аутосомного доминантного гена с полным проявлением; обозначим этот ген буквой **A**, а его рецессивный аллель, определяющий обычную светлую окраску бабочек, обозначим буквой **a**. Для примера приведем результаты трех типов скрещиваний: Aa×Aa, Aa×aa и AA×AA, наблюдавшихся мною (табл. 1); каждое из них индивидуальное (одна пара родителей).

Плодовитость самок-меланистов не отличается от плодовитости светлоокрашенных сестер (в том числе и от сестер меланистов) и достаточно высока. Оживление грены (т. е. вылупление гусениц из яиц) у всех самок-меланистов было тоже хорошим. Самцы-меланисты также обладают высокой половой активностью и плодовитостью. С целью

Таблица 1. Наследование меланизма у A. pernyi
Table 1. Melanism inheritance in A. pernyi

Фенотипы и генотипы родительских пар		Число и фенотипы потомков первого поколения								
		Светлая (обычная) окраска			Меланисты			Итого	Соотношение фенотипических классов (AA, Aa, aa)	
Мать	Отец	♀	♂	Всего	♀	♂	Всего		Ожидаемое	Фактическое
Темная (AA)	Темный (AA)	0	0	0	14	16	30	30	0:1	**0:1**
Темная (Aa)	Темный (Aa)	8	12	20	16	18	34	54	—	—
Темная (Aa)	Темный (Aa)	8	13	21	17	22	39	60	—	—
Темные (Aa)	Темные (Aa)	16	25	41	33	40	73	113	27,5:85,5 (1:3)	41:73 (1,2:1,8)
Темная (Aa)	Светлый (aa)	7	12	19	10	15	25	44	22:22 (1:1)	19:25 (0.86:1,14)

размножения меланистической формы большинство самцов-меланистов использовалось для спаривания по несколько раз (с суточными перерывами). Всего 40 таких самцов (почти все они гетерозиготы Aa) оплодотворили 167 самок; большинство таких самцов участвовали в спаривании от 4 до 8 раз, и отказ от повторного спаривания наблюдался только в одном случае. Среднее число яиц в кладке у самок-меланистов было 283, у обычно окрашенных самок — 282, т. е. практически одинаковое. Средний вес яйцекладки был у тех и других совершенно тождественным (2,32 г.), средний процент вылупления гусениц из яиц у самок-меланистов и обычно окрашенных тоже совпал: 99,2—99,5 % у первых и 97,1—99,5 % у вторых.

Главная причина гибели гусениц и куколок *A. pernyi* — заболевание ядерным полиэдрозом — инфекционной болезнью, вызываемой вирусом. Как почти у всех семейств чешуекрылых, вирусы ядерного полиэдроза (а их известны многие десятки, каждый из которых поражает только определенный вид или близкородственные виды и лишь изредка — отдельные другие виды, но не инфекционен для всех прочих чешуекрылых) очень часто присутствуют у многих или даже большинства здоровых особей в скрытом, латентном состоянии. Под влиянием некоторых неблагоприятных факторов окружающей среды (не одинаковых для разных видов чешуекрылых) у отдельных особей происходит активация латентного вируса ядерного полиэдроза, они заболевают и погибают, являясь источником быстро распространяющейся инфекции: вирус попадает в здоровых гусениц при поедании листьев, загрязненных больными гусеницами или мухами, питающимися разлагающимися трупами погибших больных. Эта картина наблюдается у *A. pernyi*. Вредящий ему вирус заразен не только для него, но и для особей родственного ему большого павлиньего глаза *Saturnia pyri* Schiff., а также для *Antheraea yamatai*.

У *A. pernyi* активация скрытого латентного вируса ядерного полиэдроза происходит чаще всего при питании гусениц листьями дубков, растущих в низменных сырых местах, а в более благоприятных сухих местах — в тех случаях, когда листья дуба содержат излишнюю влагу вследствие длительной пасмурной, дождливой погоды. Это случается в наших условиях нередко, и поэтому промышленные выкормки *A. pernyi* довольно часто подвергаются эпизоотиям ядерного полиэдроза, приносящим им большой ущерб. Поэтому было очень важно выяснить, насколько подвержены заражению этим вирусом меланисты. Соответствующие данные были получены мною в течение двух выкормок 1950 г. на подопытных участках в Теремках. 1-е поколение этого года разви-

валось при относительно хорошей погоде, а во второй половине лета, когда выращивалось 2-е поколение, было холодно и дождливо. В связи с этим, 1-е поколение весьма умеренно страдало от ядерного полиэдроза, а 2-е поколение очень пострадало от жестокой эпизоотии ядерного полиэдроза.

Поскольку я имел только несколько семей, происходящих от скрещивания двух меланистов, и только от одной из этих семей и мать, и отец были гомозиготны по доминантному гену меланизма (генотип АА), что было доказано генетическим анализом их потомства (сведения об этой семье представлены на табл. 1), для суждения об устойчивости меланистов против ядерного полиэдроза я могу сделать выводы только на основании данных, касающихся многочисленных выращенных мною семей, происходящих от матери-меланиста и светлоокрашенного самца; в потомстве таких пар половина особей была меланистами (Аа).

Все гусеницы и в 1-м, и во 2-м поколениях выкармливались с I возраста в естественных условиях, на дубе, причем принимались все возможные меры для того, чтобы семьи, полученные от бабочек-меланистов, развивались в таких же условиях, как и семьи, полученные от обычно окрашенных бабочек (в одинаковые сроки, на дубках, сходных по своим размерам и по качеству листьев, при одинаковой густоте гусениц на дубе, в одинаковых условиях освещения солнцем и т. п.).

Поскольку во всех семьях 1-го поколения от заболеваний погибали только единичные гусеницы, все же остальные выжили и завили коконы, я не имею основания говорить о существовании здесь какого-либо различия в жизненности гусениц в семьях, происходящих от меланистов, по сравнению с семьями, происходящими от обычно окрашенных бабочек. Зато среди куколок 2-го поколения, довольно сильно пострадавших от желтухи, различие в жизненности этих двух групп семей выступает весьма отчетливо: в потомстве бабочек-меланистов погибло от болезней только 15,6 % куколок, в то время как в потомстве обычно окрашенных бабочек процент погибших от болезней куколок был приблизительно вдвое выше (29,1 % погибших куколок в наших светлых селекционных семьях и 38,5 % погибших куколок в семьях, полученных от обычно окрашенных бабочек из той же маньчжурской партии коконов, из которых происходили меланисты). Известно, что у дубового шелкопряда (так же, как у тутового и у ряда других бабочек) самки значительно сильнее страдают на гусеничной и куколочной стадиях от эпизоотий, чем самцы, благодаря чему по численному соотношению полов среди бабочек, вылетающих из коконов в той или иной семье, можно с большой уверенностью судить о том, насколько велик был отход от болезней в данной семье среди гусениц и куколок: чем меньше самок приходится среди потомков на одного самца, тем больше был такой отход. Как видно из данных, приведенных в табл. 1, в двух семьях 1-го поколения, происходящих от бабочек-меланистов, численное соотношение полов среди потомков-меланистов отчетливо отличается от численного соотношения полов среди обыкно окрашенных потомков: у первых число самок относится к числу самцов как 1 : 0,83, а у вторых — как 1 : 0,64. Отсюда следует вывод, что гибель от болезней в течение развития была в этих семьях существенно выше у особей, превратившихся при метаморфозе в обычно окрашенных бабочек, чем у особей, превратившихся в бабочек-меланистов.

Таким образом, данные по 1-му поколению, развивавшемуся при умеренной эпизоотии ядерного полиэдроза, показывают, что меланистическая форма дубового шелкопряда, по-видимому, лучше противостоит этой болезни, чем обычная форма. Этот же вывод еще нагляднее следует из данных по 2-му поколению, которое развивалось в условиях поражения гусениц и куколок гораздо более сильной эпизоотией желтухи.

Таблица 2. Выживаемость потомков меланистов и обычно окрашенных бабочек A. pernyi во второй опытной выкормке 1950 г.

Table 2. Melanic and normal A. pernyi offspring survival in 2nd experimental brood 1950

Окраска и генотип родителей		Число семей	Потомки (первое поколение)	
Мать	Отец		% гусениц, погибших от болезни	% куколок погибших от болезни
Темная (AA)	Темный (AA)	1	1,3	15,6
Темная (Aa)	Светлый (aa)	153	30,1	51,7
Светлая (aa)	Светлый (aa)	88	36,9	75,0

Во 2-м поколении воспитывались четыре типа семей: 1) одна семья, полученная от скрещивания самки и самца-меланистов из 1-го поколения; 2) 114 семей, полученных от скрещивания бабочек-меланистов из 1-го поколения со светлоокрашенными бабочками из посторонних линий; 3) 39 семей, тоже полученных от скрещивания бабочек-меланистов из 1-го поколения со светлоокрашенными бабочками из посторонних селекционных линий, но последние происходили здесь из особенно шелконосных (элитных) коконов; 4) 88 семей, полученных от скрещивания между собой светлоокрашенных бабочек из наших селекционных линий (табл. 2).

Наибольшую устойчивость против ядерного полиэдроза показали гусеницы и куколки семьи, полученной от спаривания двух меланистов; здесь в течение развития погибло от заболевания около 1,3 % гусениц и 15,6 % куколок. Однако, ввиду того, что эти показатели относятся только к одной семье этого типа, к ним надо относиться с осторожностью, так как нельзя считать полностью исключенной возможность, что относительно высокая выживаемость, наблюдавшаяся в этой семье, объясняется какими-нибудь неучтенными посторонними обстоятельствами. Несравненно надежнее данные относительно жизненности остальных трех групп семей 2-го поколения, поскольку каждая из них включает большое число семей. Две группы семей, происходящих от спаривания бабочек-меланистов со светлоокрашенными бабочками (селекционными и элитными) обнаружили значительно более высокую устойчивость против ядерного полиэдроза, чем третья группа семей, полученная от спаривания светлоокрашенных родителей. В обоих группах семей, в которых один из родителей был меланистом, погибло от заболеваний около 30 % гусениц и около 50 % куколок. В группе семей, происходящих от обычно окрашенных бабочек, погибло от заболеваний около 40 % гусениц и около 75 % куколок.

Таким образом, среди семей 2-го поколения, развивавшихся в условиях поражения гусениц и куколок сильной эпизоотией ядерного полиэдроза, семьи, происходившие от родителей-меланистов, обнаружили значительно большую стойкость против этого заболевания, чем семьи, происходившие от обычно окрашенных бабочек. При этом такое различие нельзя объяснить гибридной природой (а следовательно, и повышенной жизненностью) почти всех семей меланистов, так как все семьи, в которых оба родителя были обычно окрашенными, тоже были гибридными (главным образом, скрещивания селекционных линий маньчжурского происхождения с винницкими) и в этом отношении не отличались от семей меланистов. Очевидно, здесь дело именно в каких-то физиологических особенностях меланистической формы, делающих ее более устойчивой против ядерного полиэдроза, чем обычная форма дубового шелкопряда.

О большей жизненности меланистической формы по сравнению с обычной говорит и то обстоятельство, что развитие ее протекает более энергично. Средняя продолжительность развития от вылупления из грены и до завивки первых коконов составляла во 2-м поколении для семей меланистов 46,4 дня, а для семей обычно окрашенных бабочек — 48,3 дня, т. е. гусеничная стадия у первых была почти на 2 дня короче, чем у вторых.

Когда руководимую мною лабораторию в середине 1950-х гг. посетил известный японский генетик и шелковод К. Айзава, я ознакомил его со своими описанными выше наблюдениями, и он ими очень заинтересовался, поскольку, по его словам, у *Antheraea yamamai*, широко разводимого для получения шелка в Японии, тоже встречаются бабочки-меланисты.

Лусис Я. Я. О биологическом значении полиморфизма окраски у двуточечной Adalia bipunctata L. // Latv. Entomologs.— 1961.— **4**.— С. 3—29.
Bertram H. Genetik des Polymorphismus bei Schmetterlingen // Z. zool. System. Evolutionforsch.— 1967.— **5**, N 4.— S. 333—397.
Creed E. R. Industrial melanism in the two-spot ladybird and smoke abatement // Evolution.— 1971.— **25**, N 2.— P. 290—293.
Gershenson S. M. Evolutionary studies on the distribution and dynamics of melanism in the hamster (Cricetus cricetus) L.). I. Distribution of black hamsters in the Ukrainian and Bashkirian Soviet Socialist Republics (USSR) // Genetics.— 1945.— **30**.— P. 207—232.
Kettlewel H. B. D. Selection experiments of industrial melanism in the Lepidoptera // Heredity.— 1955.— **10**.— P. 323—342.
Kettlewel H. B. D. The phenomen of industrial melanism in Lepidoptera // Ann. Rev. Entomol.— 1961.— **6**.— P. 245—262.
Timofeeff-Resovsky N. W. The geographical work with Epilachma chrysomelina // Proc. 6 Internat. Congr. Genet.— 1932.— **2**.— P. 230—232.

Институт физиологии растений
и генетики НАН Украины
(252022 Киев)

Получено 12.07.94

ОРНИТОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ

О зимовке черноголовой славки (Sylvia atricapilla) в Киеве.— Редкие случаи зимовки вида в Украине были известны только для ее крайней южной точки — Южного берега Крыма (Костин, 1983). Традиционный регион зимовки этих славок — северо-африканские тропики. Самец черноголовой славки наблюдался с 10 по 14.12.1989 в левобережной части Киева. Птица держалась в насаждении туй, являвшемся ее постоянным убежищем. Она периодически перемещалась вместе со стайками кочующих синиц, но всегда возвращалась на прежнее место. Кормом ей служили ягоды винограда девичьего, оплетавшего жилой дом. Птица выглядела здоровой. Данное наблюдение стоит в одном ряду со встречей самца черноголовой славки 15.03. 1981 в тех же местах и говорит о возможности успешной перезимовки в условиях Киева. По многолетним сведениям наиболее раннее появление этого вида в окрестностях Киева зарегистрировано 13.04.1967, а средняя дата приходится на конец апреля.— **Г. П. Гера, С. В. Домашевский, Г. В. Фесенко** (Институт зоологии НАН Украины, Киев).

ВНИМАНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ